

## **Zárójelentés**

### **OTKA posztdoktori pályázat PD72117**

#### **Dr. Hegyi Gergely**

Az alábbiakban a kutatások eredményeit a pályázati terv három nagy altémájának mentén tárgyalom, az elkészült publikációknak megfelelően, majd végül pontokba szedve is összefoglalom a fő eredményeket.

#### ***1) A szerkezeti színezet meghatározottsága, információtartalma és szerepe***

##### **1. cikk (megjelent)**

A szexuális ornamentáció evolúciójáról szóló legtöbb tanulmány tollazati bélyegekkel dolgozott. A szerkezeti színezethez sorolható fehér tollazati foltok madaraknál széles körben elterjedtek. A viselési költségek különleges szerepe egyedivé teszi ezen bélyegek evolúciós útvonalait. Ráadásul a vizuális felmérésük is kevésbé torzít, mint más színezeti típusoké. Mindezek ellenére a fehér tollazati foltok komparatív vizsgálatai igen ritkák. Ebben a cikkünkben a récék (Anatinae) körében vizsgáltuk a fehér szárnyfoltok evolúcióját. A bélyeget tekintve mind a hím és tojó ornamentációját, mind a szexuális dikromatizmust felmértük. A fehér foltok kifejeződése nem függött össze az élőhely fényviszonyaival, a fészkelőhellyel (nyílt vagy odú), illetve az inkubációs periódus hosszával sem. A tojók szárnyfedőfoltjainak mérete annál nagyobb volt, minél jelentősebb volt a hímek hozzájárulása a szülői feladatokhoz. A szárnyfelülethez viszonyított fedőfoltméret pozitívan korrelált a hímek testméretével, ami szexuális kompetícióban betöltött szerepet sugall. A szociális párcsere és a spermiumkompetíció mérőszámai nem jósolták megbízhatóan a fehér szárnyfoltok kifejeződését. Azonban mindkét ivar szárnyfedőfoltjának mérete erősen negatívan korrelált a hímek párzószervények méretével, amely az erőszakos kopulációk előfordulásának indikátora.

##### **2. cikk (megjelent)**

A madárinfluenza témájában a kutatók sokáig főleg a vírustörzsek globális cirkulációjára és egymásba való átalakulásaira koncentráltak. Ezek a vizsgálatok kimutatták, hogy a vízimadarak, különösen a récék a vírustörzsek raktáraként és forrásaként szerepelnek, és ezek a törzsek válhatnak veszélyes hatásúvá a domesztikált madarakba átkerülve. A vírus gazdaegyedek közti átvitelének módja és az aggodalomra okot adó gazdafajok kiléte nem estek az érdeklődés középpontjába. Cikkünkben elsőként vizsgáltuk viselkedési (és nem ökológiai) bélyegek esetleges szerepét a fertőzőségekben. Kimutattuk, hogy az alacsony patogenitású madárinfluenza prevalenciájának vadon élő fajok közti különbségeit erősen magyarázták mind a hím, mind a tojó gazdák párosodási gyakoriságával összefüggő morfológiai bélyegek. A prevalencia negatívan korrelált a hímek párzószervények méretével és a tojók vaginájának komplexitásával, amely bélyegeket az erőszakos kopulációk miatti evolúciós konfliktus alakítja. Eredményeink elsőként mutattak rá, hogy a vírus átvitele párosodással és ezt követő anya és utód közti átadással is megtörténhet. A fehér szárnyfoltok mérete összefügg az erőszakos párzások előfordulásával (1. cikk), ezért nem meglepő, hogy a szárnyfolt kifejeződése és ivari dikromatizmus is pozitívan korrelált a faj influenza-prevalenciájával. Ezek a fehér tollazati díszek így megbízhatóan jelezhetik a faj „veszélyességét” a madárinfluenza globális monitorozása során.

### 3. cikk (megjelent)

Az ivari kiválasztódás klasszikus modelljei feltételezik, hogy a párválasztási preferenciák öröklődnek. Így a preferencia evolúciója segíthetné a környezethez való alkalmazkodást, de egyben genetikai gátja is lehetne a feltűnő bélyeg evolúciójának és információtartalmának. Cikkünkben a bélyeg és preferencia második közös, hosszú távú adatokon alapuló kvantitatív genetikai vizsgálatát végeztük el természetes populációban. Animal model statisztikai technikát alkalmaztunk, ismereteink szerint a hazai ökológiai vizsgálatok közül első ízben. Magának a dísznek (hímek fehér homlokfoltja) szignifikáns heritabilitása volt, de a preferenciamércénknek (a tojó párjának homlokfoltja) nagyon alacsony, kevesebb, mint 5 százalék. Nem volt arra utaló jel, hogy a tapasztalatlan tojók gyengébb preferenciát mutatnának, illetve hogy a tapasztalatlanok jelenléte okozná a preferencia alacsony heritabilitását. Végül az év és terület szignifikáns hatásai arra utaltak, hogy a pár ornamentációja nem ideális mércéje a preferenciának, ezért a párválasztási preferencia megléte vagy hiánya a természetes populációkban továbbra is megoldatlan kérdés marad.

### 4. cikk (megjelent)

Ha egy fajnál több feltűnő bélyeg is jelen van, adott bélyeg jelzésként való fontossága összefügghet a relatív információtartalmával. Az információ egyik forrása a bélyeg kapcsolata lehet a fizikai kondícióval: a bélyeg függhet a kondíciótól, illetve befolyásolhatja is azt. Az utóbbi oksági útvonal technikai akadályok miatt kevésbé ismert, bár igen fontos meghatározója lehet a bélyeg információtartalmának. Vizsgálatunkban plazma lipid metabolit szint egyszeri mérését használtunk annak becslésére, hogy az örvös légykapó hímek fehér tollazati foltjai (szerkezeti színezet) miként függnek össze tápanyagtartalékaik udvarlás alatti váltoásaival, illetve a párbaállás latenciájával a költési területre való érkezés után. A nagyobb homlok- és szárnyfoltokkal rendelkező hímek hamarabb találtak párt maguknak. A szárnyfolt mérete összefüggött a hím tápanyagraktárainak kimerülési rátájával, ami újabb aspektusát mutatta meg a szárnyfolt minőségjelző szerepének: a metabolikus indikátor funkciót. A homlokfolt, fontos párbaállási szerepe ellenére, nem mutatott ilyen összefüggéseket, ami egybevág azzal, hogy ez a dísz a korábbi vizsgálatok szerint kevésbé rugalmas és kevésbé megfelelő minőségjelző, mint a szárnyfolt. Ez a vizsgálatunk egy új laboratóriumi teszttel is gazdagította a szexuális szignálok információtartalmát vizsgáló kutatók kelléktárát.

### 5. cikk (megjelent)

Ez a vizsgálat az összetett jelzésrendszerekhez egy másik irányból közelít: a látszólag különböző bélyegek közötti fejlődési és funkcionális kapcsolatokat vizsgálja. Ez a megközelítés az irodalomban igen ritka, és különösen az összetett jelzések szerepe kevésbé ismert. Az örvös légykapók öt különböző tollazati régiójának fényvisszaverését mértük műszeresen, és a spektrumokból két alapvető leíró változót számoltunk, amelyek az egyedek közti változatosságot a legjobban közelítették (teljes fényvisszaverés vagy brightness, és relatív UV visszaverés vagy UV chroma). A különböző testtájak brightness és UV chroma értékei jelentős mértékben párhuzamosan változtak, és a két ivarban a korrelációs struktúrák a nagymértékű szexuális dikromatizmus ellenére hasonlóak voltak. A tollazatot átfogó párhuzamos színváltozások nem függtek össze a fehér foltok méretével, tehát ezek a foltok különálló díszeknek tekinthetők, eltérő információtartalommal. A tollazati szintű színváltozások azonban erős asszortatív párosodást mutattak az ivarok között: egy intenzívebb színű hímnek általában intenzívebb színű párja is volt. Ez azt sejteti, hogy a teljes tollazati színezet szerepelhet a kölcsönös párválasztás vagy párért való versengés során. Eredményeink jól mutatják a több feltűnő jelzés közötti kapcsolatok lehetséges jelentőségét, amely kutatási vonalat a jövőben tovább szándékozunk vinni.

## **6. cikk (készülő kézirat, 2011-es konferencia poszter)**

Amint az előbbiekben említettem, az egy adott egyed által bemutatott több különböző lehetséges vizuális jelzés közötti kapcsolódás vizsgálata igen ritka, különösen funkció szempontjából. A jelen vizsgálatban az előző cikkben (5. cikk) feltárt összetett színezeti jelzésrendszer információtartalmát vizsgáltuk. A tollazati szintű első brightness főkomponens változó (teljes fényvisszaverés) robusztus kapcsolatokat mutatott az egyedi minőség több aspektusával is. Ez a változó hímeknél erős korfüggést mutatott, tojóknál nem volt ilyen kapcsolat. A teljes fényvisszaverés szintén a hímeknél negatívan korrelált a madár által előző évben nevelt utódok számával (tojásszám), ami szaporodási költségekre és így kondíciófüggésre utal. A színváltozó hímeknél és tojóknál is ismételhető (repetábilis) volt évek között, ami arra utal, hogy valamilyen stabil, egyedre jellemző attribútumot is jelez. A változó szerepéről is új információkat nyertünk. Egyrészt, a teljes fényvisszaverés mindkét ivarnál negatívan korrelált a költési dátummal, ami arra utalhat, hogy az élénkebb színű madarak hamarabb párba álltak. Másrészt, fiatal hímek teljes fényvisszaverése pozitív összefüggést mutatott a tojójuk által rakott tojásszámmal, ami arra utalhat, hogy a tojók többet fektettek a színpompásabb hímekkel történő költésükbe.

## **2) A fejlődési plaszticitás meghatározói és következményei**

### **7. cikk (megjelent)**

A madártojások változó mennyiségben tartalmaznak több anyai eredetű androgén hormont. Ezek közül a legtöbb kísérletes kutatás a tesztoszteronra (T) irányult. Azonban a fajok többségénél a tojásban lévő T mennyiségét az előanyag androsztendion (A4) szintje jóval meghaladja, a potens androgén dihidrotesztoszteron (DHT) szintje pedig megközelíti. Ahol az A4 a domináns androgén, ott prekurzorként, rugalmasan felhasználva az androgén közvetítette anyai hatások uralkodó tényezője lehet. Ez esetben téves megközelítés kutatásainkat a T-ra koncentrálni. A japánfürg tojásaiban az A4 az elsöprően domináns androgén hormon. Kísérletünk során inkubálatlan japánfürg tojásokat injektáltunk fiziológiás mennyiségben a három hormon egyikével vagy hordozóanyaggal (kontroll). A tojásokat keltetőgépekben neveltük, majd a fiókák kelése után mértük a korai növekedést és viselkedési tesztet is végeztünk. A T-kezelés szignifikánsan visszavetette a csontozati és tömegnövekedést, és nem növelte szignifikánsan a csoportkereső aktivitást. Ezzel szemben az A4- és DHT-kezelések növelték a szociális aktivitást, de nem befolyásolták a növekedést. Eredményeink alapján ennél a fajnál nem zárható ki, hogy az adaptív anyai androgén hatásokért az A4 a felelős. Az általunk megfogalmazott „A4 pool” hipotézis és eredményeink remélhetőleg átfarmálják az androgén mediálta anyai hatások kutatásait a madarak körében.

Egy további cikkünkben ezzel egybevágó eredményeket kaptunk az örvös légykapónál, melynek tojásaiban szintén az A4 dominál. Kísérletesen, mikromintavétellel és teljes fiókacserével kimutattuk, hogy a fiókák fejlődését és kirepülés utáni túlélését a tojás A4-szintje jósolja, a T-szintje viszont nem. Lásd részletesen: 3) szakasz, 9. cikk.

Az örvös légykapó fiókák növekedésének meghatározóit két másik kísérletben is vizsgáltuk. Ezek egyikében teljes fiókacserét végeztünk kétféle táplálékellátású évben. Az eredmények szerint a növekedésre táplálékfüggő hatást gyakorol a kelési sorrend és az ivar, és pozitív hatást fejt ki a nevelő és az eredeti apa fehér homlokfoltjának mérete. Lásd részletesen: 3) szakasz, 10. cikk.

## **8. cikk (kész kézirat és 2011-es konferencia-előadás)**

Ez a cikkünk a fiókanövekedés plaszticitását vizsgáló többéves kísérletünk eredményeit dolgozta fel. Az emberi eredetű klímaváltozás madarakra gyakorolt hatásai közül kiemelkedik a vonuló fajok költési időszakának és a táplálékmaximum időzítésének széttolódása. Ennek következtében a vonuló madarak gyakran lekésik a maximális táplálékkelérhetőséget, és így költéssikerük kárt szenved. Az eltolódáshoz a madarak genetikailag adaptálódhatnak, de a túlélésükben nagy szerepet tulajdonítanak az életmenet rugalmasságának is. Azonban a klímaváltozás fenotípusos plaszticitásra gyakorolt hatásai napjainkban még szinte ismeretlenek. Mi az örvös légykapó pilisi populációjában vizsgáltuk a költés és a táplálékellátás időzítését, és három évben időszakos táplálékmegvonási kísérlettel teszteltük, hogy a fiókák kompenzációs növekedése függ-e a költés táplálékmaximumhoz viszonyított időzítésétől. A populáció a korábbi táplálékmaximumú években korábban költött, de az alkalmazkodás tökéletlen volt, és a klímaváltozás esetének megfelelő korai táplálékcsúcsú években a madarak lekésték a csúcst. A kísérletes vizsgálat szerint az év alapvetően befolyásolta a növekedési plaszticitást, és az évhatást gyakorlatilag teljesen megmagyarázta a költések táplálékcsúcsához viszonyított időzítése. Ez az eredmény arra utal, hogy a növekedési plaszticitás sérülése hozzájárul a klímaváltozás okozta rossz költési időzítés madárpopulációkra gyakorolt hatásához. Eredményeink nyomán további vizsgálatok szükségesek annak kiderítésére is, hogy milyen mértékű lehet a fenotípusos plaszticitás szerepe a környezeti változások kivédésében.

## **3) A szerkezeti színezet és a fejlődési plaszticitás kapcsolata**

Komparatív munkánk során egy fészekhagyó fiókákkal rendelkező madárcsoportnál (Anatinae) kimutattuk, hogy a tojók szerkezeti színezete fajok között pozitív evolúciós kapcsolatban áll a hímek utódnevelési hozzájárulásával. Ez felveti annak lehetőségét is, hogy a szerkezeti színezet még fészekhagyó fajok esetében is összefügghet a szülői minőséggel, és így az utódok növekedésével. Lásd részletesen: 1) szakasz, 1. cikk.

## **9. cikk (megjelent)**

Ebben a kísérletünkben az előző szakaszban tárgyaltak nyomán arra voltunk kíváncsiak, hogy a fiókák növekedését és túlélését jósolja-e a tojások természetes androgénszintje, valamint hogy a tojáson keresztüli androgénhatás közvetítheti-e a szülői szerkezeti színezet hatását a fiókanövekedésre. Természetes populációban első ízben sikerült teljes fészekaljakat vékony tűvel mintavételezni, a tojásokat a fészekben kikeltetni, valamint a fiókák növekedését és visszatérési rátájukat követni. A fiókákat a keléskor keltetőgép segítségével egyedileg jelöltük, majd teljes fészekaljakat cseréltünk, hogy elválasszuk a neveltetés és az eredet hatásait. Külön vizsgáltuk a tojások hormonszintjének fészkek közötti és fészken belüli mintázatait. A tesztoszteronszint nem jósolta a fiókák sorsának egyetlen vonatkozását sem. A fészekaljon belüli relatív androsztendionszinttel azonban pozitívan korrelált a fiókák kelés utáni mérete, negatívan a növekedési sebességük, és pozitívan a populációba való visszatérési rátájuk. Emellett a tojók fehér szárnyfoltjának méretével csökkent a fészekaljon belüli androsztendion-rangsor meredeksége, vagyis a fent leírt rangsorfüggő anyai hatás erőssége. Eredményeink arra utalnak, hogy a kis szárnyfoltú, rossz kondíciójú tojók az androgének útján segíthetik rossz helyzetben lévő, későn kelt fiókáikat, növelve ezzel a költéssikert. Ezek a mintázatok arra is felhívják a figyelmet, hogy a szülői színezet és az utódok minősége közötti kapcsolat vizsgálatok az eddiginél több figyelmet érdemelnek az androgének közvetítette anyai hatások.

## 10. cikk (megjelent)

A fiókanövekedés igen régóta és igen széles körben vizsgált téma, ezért megdöbbentő, hogy a növekedés menetére valójában kevés kutatás irányul, és annak túlélési hatásait alig ismerjük. Utóbbi azért figyelemreméltó, mert a fiókák méretét gyakran használják a szülői siker mutatójaként, mintha egyértelmű lenne, hogy a gyors növekedés és a nagy méret mindig előnyös tulajdonságok. A szülők párválasztási jelzései és a fiókák növekedése közti kapcsolat is erősen alulkutatott terület. Vizsgálatunk során fészektriókban végeztünk teljes fiókacserét, mértük a fiókák növekedését, valamint eredeti és nevelőszülei szerkezeti alapú tolldíszzeit (fehér foltok mérete). A fiókák növekedési rátája az átlagos táplálékellátás idején negatívan függött a kelési rangjuktól, de jó táplálékkészlet esetén nem volt ilyen összefüggés. A táplálékkészlet rányomta a bélyegét a hím és tojó fiókák közötti növekedési különbségre is. A hím szülő fehér homlokfoltjának mérete következetesen pozitív kapcsolatban állt a fiókák növekedés alatti relatív fejlettségével, és ez az összefüggés a nevelő- és az eredeti szülőre is érvényes volt. A fiókák visszatérését a populációba a fenti hatások egyike sem befolyásolta, azonban más hatások igen. A növekedési sebesség pozitív hatással volt a túlélésre alacsonyrangú fiókáknál, de magasabb rangúaknál nem. A növekedési sebességre ható túlélési szelekció iránya függött az eredeti apa szárnyfoltjától is: kis szárnyfoltú apa fiókáinál a gyors növekedés, a nagy szárnyfoltú apa fiókáinál a lassú növekedés volt előnyös. Tehát kontextusfüggő szelekciót mutattunk ki a fiókák növekedésére, ami átrajzolja a növekedés előnyeiről és hátrányairól alkotott képünket. Azt is megmutattuk, hogy 1) a szülő szerkezeti színezetének akkor is hatása lehet a fiókák növekedésére, ha a színezet nem függ össze a kondícióval, valamint hogy 2) a szülő szerkezeti színezete befolyásolhatja a fiókái növekedésére ható túlélési szelekció irányát.

## Összefoglalás

A fent ismertetett eredményeink rávilágítanak

- 1) a szerkezeti színezet evolúciós kapcsolatrendszerére,
- 2) a szerkezeti színezet jelzésértékének és szerepének újabb vonatkozásaira,
- 3) a szerkezeti színezet tollazati szintű integrációjának funkcionális fontosságára,
- 4) a fiókakori növekedés hormonális háttérmechanizmusának fontos részleteire,
- 5) a fiókakori növekedésre ható kontextusfüggő szelekció lehetőségére,
- 6) a fiókanövekedési plaszticitás esetleges kapcsolatára a klímaváltozás hatásaival,
- 7) a szerkezeti színezet és a fiókanövekedés kapcsolatának kontextusfüggésére,
- 8) és a kapcsolat egy lehetséges háttérmechanizmusára.

## Publikációk

1. Hegyi, G., Garamszegi, L. Z., Eens, M., The roles of ecological factors and sexual selection in the evolution of white wing patches in ducks. *Behavioral Ecology* 19: 1208-1216, 2008. ISI impact factor: 3.224, 2 független hivatkozás.
2. Hegyi, G., Møller, A. P., Eens, M., Garamszegi, L. Z., Prevalence of avian influenza and sexual selection in ducks. *Behavioral Ecology* 20: 1289-1294, 2009. ISI impact factor: 2.981.
3. Hegyi, G., Herényi, M., Wilson, A. J., Garamszegi, L. Z., Rosivall, B., Eens, M., Török, J., Breeding experience and the heritability of female mate choice in collared flycatchers. *PLoS ONE* 5: e13855, 2010. ISI impact factor: 4.411.
4. Hegyi, G., Szöllősi, E., Jenni-Eiermann, S., Török, J., Eens, M., Garamszegi, L. Z., Nutritional correlates and mate acquisition role of multiple sexual traits in male collared

- flycatchers. *Naturwissenschaften* 97: 567-576, 2010. ISI impact factor: 2.250, 2 független hivatkozás.
5. Laczi, M., Török, J., Rosivall, B., Hegyi, G., Integration of spectral reflectance across the plumage: implications for mating patterns. *PLoS ONE* 6(8): e23201, 2011. ISI impact factor: 4.411.
  6. Laczi, M., Török, J., Rosivall, B., Hegyi, G., Information content of plumage-level reflectance variation in the collared flycatcher. Poszter, 8<sup>th</sup> Conference of the European Ornithological Union, 2011. augusztus 27-30, Riga, Lettország.
  7. Hegyi, G., Schwabl, H., Do different yolk androgens exert similar effects on the morphology or behaviour of Japanese quail hatchlings (*Coturnix japonica*)? *Journal of Avian Biology* 41: 258-265, 2010. ISI impact factor: 2.310, 3 független hivatkozás.
  8. Hegyi, G., Nagy, G., Török, J., Timing of food availability constrains developmental plasticity in a migratory passerine. Előadás, 8<sup>th</sup> Conference of the European Ornithological Union, 2011. augusztus 27-30, Riga, Lettország.
  9. Hegyi, G., Herényi, M., Szöllősi, E., Rosivall, B., Török, J., Groothuis, T. G. G., Yolk androstenedione, but not testosterone, predicts offspring fate and reflects parental quality. *Behavioral Ecology* 22: 29-38, 2011. ISI impact factor: 2.926.
  10. Hegyi, G., Rosivall, B., Szöllősi, E., Eens, M., Török, J., Context-dependent effects of nestling growth trajectories on recruitment probability in the collared flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 1647-1658, 2011. ISI impact factor: 2.565.

Budapest, 2011. október 25-én

Dr. Hegyi Gergely